

中枢におけるリズムと動作の同調制御

久保山直己

1. はじめに
2. 研究概要
3. 方法
 - (1) 被験者
 - (2) 近赤外線分光法 (Near Infrared Spectroscopy; NIRS) 測定
 - (3) 実験プロトコル
 - (4) 統計処理
4. 結果
 - (1) 聴覚的リズムにおける Right-PFC での Oxy-Hb 増加量の変化
 - (2) 聴覚的リズムにおける Left-PFC での Oxy-Hb 増加量の変化
 - (3) 自発的リズムにおける Right-PFC 及び Left-PFC での Oxy-Hb 増加量の変化
 - (4) 聴覚的及び自発的リズムにおける Right-PFC と Left-PFC での Oxy-Hb 増加量の比較
5. 考察
6. 結論

1. はじめに

リズムと動作は密接に関わっている。日常的な動作のみならず、スポーツや運動においても時間的な規則性を示す「リズム」を有効活用することで、動作の円滑化、さらには他者の動作への同調や連係動作が可能となる^{1) 2)}。リズムと動作を同調させる能力は、楽器演奏やダンスの場面で顕著に発揮される。しかし、この能力は音楽家やダンサーに特異的なものではなく、誰しもが有する^{3) 4)}。また、この能力は人間だけではなく、動物も有している^{5) 6)}。リズムと動作を同調させるためには、脳内での知覚刺激と動作応答との正確な時間的調整が必要である⁷⁾。先行研究では、知覚刺激と動作応答を同調させる脳領域の神経プロセスは、基底核、小脳および聴覚野など広く分布したニューラルネットワークに依存していることを示唆している^{8) 9) 10)}。また、これらの研究^{8) 9) 10)}では、前頭前野 (Prefrontal cortex; PFC) は知覚刺激の中でも、特に音 (聴覚的リズム) と動作とを同調させる機能を担うことを示唆している。しかし、人は聴覚的リズムのみと動作を同調させることができるのではなく、身体内部から生じる自発的リズムとも動作を同調させることができる。自発的リズムと動作との同調が身体内部に備わる自然的な要因であることは、言葉を発する前の幼児などが

聴覚的リズムに反応して体を動かす観察からも推測される¹¹⁾。PFCの聴覚的リズムと動作との同調への関与はいくつかの研究^{8) 9) 10) 11)}で示唆されているが、自発的リズムに基づく動作の発現についてはPFCへの関与が不明である。また、聴覚的リズムと動作との同調についても、リズムが速くなると、PFCの神経活動に変化が現れるのかどうか、など検討がなされていない^{12) 13) 14)}。脳機能は同じ領域であっても左半球と右半球では機能が異なることがある。そのため、リズムと動作の同調を検討する際には左PFC (Left-PFC) と右PFC (Right-PFC) の両側PFCを同時に観察し検討する必要がある。機能的磁気共鳴画像 (functional Magnetic resonance imaging: fMRI) を用いて聴覚的リズムに動作を同調させた先行研究では、リズムに同調させた動作中にLeft-PFCよりもRight-PFCに有意な神経活性を認めている^{15) 16)}。一方で、他の先行研究では、習得したリズム速度で指タッピングを続けることを要求したタスクでは、両側のPFCで神経活性が認められている¹⁷⁾。このように、リズム動作同調の発現において、Left-PFC及びRight-PFCの神経応答が異なっており見解の統一に至っていない。リズム動作同調中のPFCの神経応答についての報告が異なる要因として、それらの研究^{15) 16) 17)}で採用された聴覚的リズムや発現が求められた動作が複雑であったことが挙げられる。リズム動作同調の発現についての真のPFCの神経応答を評価するためには、単調なリズムにおいてできる限りその動作の発現に動員される筋群を制限したシンプルな動作様式で検討することが必要である。そのため、本研究では、1Hzから6Hzまでの単調なリズムでの右人差し指タッピング動作を採用した。本研究の目的は、リズム同調動作中のLeft-PFC及びRight-PFCでの神経活動状況を測定し、聴覚的リズム及び自発的リズムと動作の同調におけるLeft-PFC及びRight-PFCの機能を明確にすることであった。

2. 研究概要

目的：PFCは、霊長類において高度に発達し、認知制御、遂行機能、感覚処理などにおいて重要な役割を果たす¹⁸⁾。PFCは、随意運動の発現にも強く関与しており、高度な運動プログラムを形成する機能を有している。時間的な規則性を示す「リズム」は動作を円滑化させたり、運動パフォーマンスレベルを高めたり、運動発現には不可欠な要素である。しかし、PFCでリズムと動作がどのようにして同調されているのかについては多くの疑問が残っている。そこで、本研究の目的は、Left-PFC及びRight-PFCにおけるリズムと動作の同調機能を明確にすることであった。本研究では、Left-PFCとRight-PFCではリズム動作同調に関し機能差が存在するのか、また、聴覚的リズムや自発的リズムのようにリズムの違いによって動作同調機能が異なるのかを検討した。本研究では、動作発現時のPFCでの神経活動を把握するため、神経活動状況の間接的指標となる酸素化ヘモグロビン (Oxy-Hemoglobin; Oxy-Hb) 量を近赤外線分光法装置 (Near Infrared Spectroscopy; NIRS) で測定した。

方法：被験者は11名の健常な成人女性であった。被験者は、右人差し指で、聴覚的リズムと自発的リズムの2リズムを用いて異なる7つのリズム (1Hz～6Hz及びSelf-rhythm) での指タッピング動作を行った。

結果：リズムとの同調動作中のRight-PFCでのOxy-Hb量は、すべてのリズムにおいて、

安静時のベースライン量よりも有意な増加を示した。しかし、Left-PFC での Oxy-Hb 量は、すべてのリズムにおいて、安静時のベースライン量と同量で有意な増加はなかった。Right-PFC での安静時ベースライン量からの Oxy-Hb 増加量は、すべてのリズムにおいて、Left-PFC の Oxy-Hb 増加量よりも有意に高かった。Right-PFC での Oxy-Hb 増加量及び Left-PFC での Oxy-Hb 増加量はそれぞれのリズム間に有意差はなく、すべてのリズムにおいて、同量であった。

結論：リズム同調動作の発現において、聴覚的リズム及び自発的リズムのリズムの違いに関係なく Right-PFC が Left-PFC よりも神経活動が活性化する。そのため、リズムと動作の同調機能については Right-PFC が主要な役割を担うことが考えられる。

3. 方法

(1) 被験者

11名の健常な成人女性（M ± S.D. 年齢；20.8 ± 1.5歳 身長；153.4 ± 5.9cm 体重；48.1 ± 4.2 kg）が本実験に参加した。利き手を評価する調査³⁰⁾に従い、被験者全員が右利きであった。

実験者は、実験説明書に基づき、文書及び口頭で実験参加希望者全員に個別に実験目的や手続きの内容などについて完全に説明をした。実験者からの説明後、参加の承諾を得られた者のみを本実験の被験者とした。実験への参加については、被験者から書面に署名をしてもらい同意を得た。実験への参加基準は心臓血管、肺、腎臓、内分泌学的、または神経学的疾患及びその病歴がないことであった。被験者は、実験の前日に激しい運動を行わず、実験当日には日常生活での必要な動作を除き運動を行わないように依頼された。また、被験者は実験開始10時間前から水以外の飲食をしないように依頼された。本実験は、ヘルシンキ宣言を厳格に遵守して実施されたものであり、被験者が実験目的及び実験内容を十分に理解した場合にのみすべての実験手続きが行われた。被験者は本実験に参加している途中であっても申出によって中止することができることは確約されていた。実験は、室温22～25度、湿度60%の中性温度環境に保たれた静かな部屋に設置した医療用ベッドに被験者が横たわった状態で実施された。

(2) 近赤外線分光法（Near Infrared spectroscopy; NIRS）測定

NIRS は、脳の活性化の測定を可能にする。NIRS は、皮質下のヘモグロビンの酸素化状態を非侵襲的にモニターすることができ、機能的な脳神経活動を Oxy-Hb 量の増減によって間接的に評価するために使用されている^{19) 20)}。NIRS 信号は、皮質活性化に関連する血液量の増加が酸素摂取の増加よりも大きい時に上昇する。これは、fMRI における血液酸素化レベル依存性のコントラストと同様である²¹⁾。一般的に、皮質下の神経活動が活性化すると、その領域の Oxy-Hb 量は増加し、脱酸素化ヘモグロビン（Deoxy-Hb; Hb）量は僅かに減少する²²⁾。このようなヘモグロビン応答から、神経活動状況の間接的な指標として Oxy-Hb 量の変化が測定され評価される。NIRS は fMRI よりも身体の動きに対する制約が少ないため、運動中の皮質下の神経の活性化状況を調べる有効なツールである²³⁾。また、NIRS

を用いることにより、疲労困憊に至る運動中でさえ皮質下神経の活性化状況を監視することができる。

NIRSの詳細については、先行研究²⁴⁾で記載されている。本実験では、Left-PFC及びRight-PFCのOxy-Hb量を3波長(775, 810, 及び850nm)で検出するNIRS(NIRO-200; Hamamatsu Photonics, Japan)で測定した。2つの光プローブは送信器と検出器から構成されている。Left-PFC及びRight-PFCの測定位置は、修正された国際的な脳波(Electroencephalogram; EEG) 10-20システム²⁵⁾に従い、Right-PFCをFp1、Left-PFCをFp2と定めプローブを設置した。プローブ間の距離は4.0cmであった。Oxy-Hb量を正確に検出するため、本実験前に指タッピング動作を行い、Oxy-Hb量の応答を確認した。指タッピング動作確認中にOxy-Hb量の応答が検出されなかった場合には、Colierらによって記載されている方法で一貫した応答が得られるまで試行錯誤によってプローブを数ミリメートル移動させた²³⁾。以下に高度に散乱する媒質中の光学的減衰を記述する: Attenuation (OD) = $\log I_{in}/I_{det} = A \cdot c \cdot L + G$ 。この式において、ODは光学密度、 I_{in} は入射光強度、 I_{det} は検出された光強度、 A は発色団のmmol/Lにおける吸収係数、 L は相互プローブ間距離、 B は微分光学であり、組織内の光の散乱を説明する経路長係数である。 G は、組織の幾何学的形状に関連する因子である。定量化は、年齢に依存する一定の微分経路長($5.13 + 0.07 \times \text{年齢} \times 0.81$)を含めることによって得られた。プローブは、軽いシーリングテープとストラップで保持し固定した。NIRSデータは、1000Hzのサンプル周波数で収集した。Oxy-Hbの安静時ベースライン量は、タスクの開始前の300秒間の安静時中の180秒から240秒までの60秒間(60,000データ)の平均値とした。動作中のOxy-Hb増加量は、安静時ベースライン量から増加量で、ピーク値の前後3秒間の3,000データを平均した量であった。

(3) 実験プロトコル

実験の開始前に、被験者全員が実験内容及び手順を理解した。被験者は、実験中、医療用ベッドの上に仰向けになり右人差し指でタッピングを行った。タッピングリズムは、1Hz、2Hz、3Hz、4Hz、5Hz、6Hzの聴覚的リズムに自発的リズム($2.4 \pm 0.3\text{Hz}$)を加えた7リズムであった。タスクに用いるリズムの提示順は、被験者毎にすべて無作為に行った。タッピングタスクは、すべてのリズムで20秒間行い、その後40秒間の安静状態を保った。NIRS測定は、タスク開始前の180秒間の安静中、20秒間のタッピング中、終了後40秒間の安静中で実施した。被験者への聴覚的リズムは音刺激ソフトウェアから発生させた100msの音によって提示した。聴覚的リズムの1Hz～6Hzでのタッピングタスクは上記の音に合わせて行った。自発的リズムではタスク開始と停止を上記の音で合図し、タッピングタスク中は無音であった。被験者はタスク中、視覚的情報を遮断するためにアイマスクを着用した。

(4) 統計

データは平均値と標準偏差($M \pm S.D.$)で表した。反復分散分析(ANOVA)を用いて、リズム毎のLeft-PFC及びRight-PFCの安静時ベースライン量からのOxy-Hb増加量の変動を評価した。事後検定はDuncan testで行った。また、リズム間のLeft-PFC及びRight-

PFC の Oxy-Hb 増加量の変動を比較するために一対の student-T 検定を適用した。すべての分析について、 $p < 0.05$ (*) 及び $p < 0.01$ (**) が統計的に有意であるとした。

4. 結果

すべての被験者が聴覚的リズム (1 Hz ~ 6 Hz) の全リズム及び自発的リズムでのタッピングタスクを完了した。タッピングタスク中の Right-PFC 及び Left-PFC の Oxy-Hb 増加量は図 1 に示した。

(1) 聴覚的リズムにおける Right-PFC での Oxy-Hb 増加量の変化

聴覚的リズム (1 Hz ~ 6 Hz) における Right-PFC での安静時ベースライン量からの Oxy-Hb 増加量は、タスク中有意に増大した ($p < 0.01$) (図 1)。また、1 Hz から 6 Hz のリズム間の Oxy-Hb 増加量に有意差はなく同量であった ($p > 0.5$)。

図 1

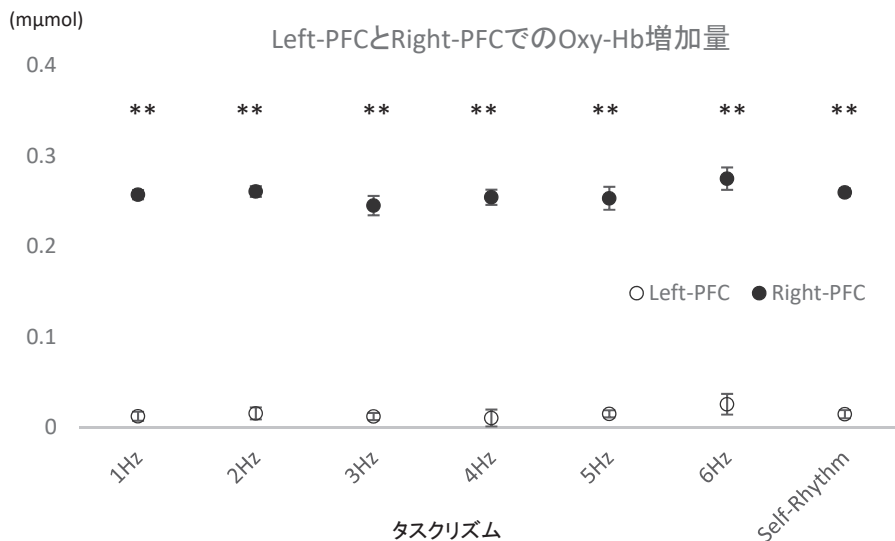


図1は、Left-PFC (○) 及び Right-PFC (●) での各リズムにおける安静時ベースライン量からの Oxy-Hb の増加量を示している。Right-PFC での Oxy-Hb 増加量は、すべてのリズムにおいて安静時ベースライン量よりも有意な増加を示した ($p < 0.01$)。また、各リズムにおける Right-PFC での Oxy-Hb 増加量に有意差はなく、その増加量はほぼ同量であった ($p > 0.5$)。Left-PFC での Oxy-Hb 増加量はすべてのリズムにおいて安静時のベースライン値と有意な増加はなかった ($p > 0.5$)。また、Left-PFC でのリズム間の Oxy-Hb 量にも有意な差はなかった ($p > 0.5$)。

(2) 聴覚的リズムにおける Left-PFC での Oxy-Hb 増加量の変化

聴覚的リズム (1Hz ~ 6Hz) における Left-PFC での Oxy-Hb 増加量は、安静時ベースライン量と同量で有意な増大はなかった ($p > 0.5$) (図1)。また、1Hz から 6Hz までのリズム間の Oxy-Hb 増加量にも有意差はなく同量であった ($p > 0.5$)

(3) 自発的リズムにおける Right-PFC 及び Left-PFC での Oxy-Hb 増加量の変化

自発的リズム (Self-rhythm) でのタッピング速度は、 $2.4 \pm 0.3\text{Hz}$ であった。自発的リズムでの Right-PFC の安静時ベースライン量からの Oxy-Hb 量は有意に増大した ($p < 0.01$) しかし、Left-PFC の安静時ベースライン量からの Oxy-Hb 量は、有意差を示さず安静時ベースライン量と同量であった ($p > 0.5$)。

(4) 聴覚的及び自発的リズムにおける Right-PFC と Left-PFC での Oxy-Hb 増加量の比較

Right-PFC での安静時ベースライン量からの Oxy-Hb 増加量は聴覚的リズム及び自発的リズムのすべてのリズムにおいて Left-PFC での増加量よりも有意に高かった ($p < 0.01$)。

5. 考察

本研究は、Right-PFC が聴覚的リズム及び自発的リズムと動作を同期させる機能を有することを示した。本研究は、聴覚リズムや自発的リズムのリズムの違いに関係なく Right-PFC がリズムと動作との同調を担うことを初めて明らかにした。

リズムと動作を同調させることは、スポーツや運動においても重要な意味をもつ。たとえば、走り幅跳びの選手や走り高跳びの選手が跳躍する前、観客に手拍子を求めようとするところがある。助走のテンポと手拍子のリズムが合えば、好記録へとつながる場合がある。しかし、それらが合わないと不本意な記録に終わってしまうことがある。このような現象を考えると、動作のリズムやテンポと言ったものが競技パフォーマンスに及ぼす影響は少なからず存在することが理解できる。一方、マラソンでの走行リズムは、手拍子リズムなど外部からの聴覚的リズムとは異なり、その競技者自身に内在する自発的リズムによって形成される。このようなリズムと動作の同調は、トレーニングを積み重ねてきた競技者に限ったものではない。一般の人でも、トレッドミルで音楽を聴きながらランニングしている場合、しばらくは音楽のリズムと動作が合って軽快なランニングが可能となる。しかし、途中で走るスピードが変化したり坂道を走るように走行路の傾斜角度が変化して負荷が加わったりすると、それに応じて走るリズムも変化する。すると、音楽からの聴覚的リズムと運動のリズムとの間に不一致が生じ走りづらくなる現象が生じる。

先行研究¹⁾では、PFC は聴覚と運動との同調において敏感な領域であることが指摘され、外部からの音刺激によるリズムの提示は、動作発現において触媒的に作用する可能性があることを強調している²⁶⁾。これらの先行研究^{1) 26)}は、人は音楽的な適性にかかわらず、聴覚的リズムと各動作を同期させることで、しばしば自発的に足を踏んだり、うなずいたりすることを示し、聴覚的リズムと動作との間の自然なリンクが存在する可能性があることを示唆

している。

本研究結果は、①聴覚的リズムと動作との同調において、Right-PFC の Oxy-Hb 量は安静時ベースライン量よりも増加した、②自発的リズムと動作との同調においても、Right-PFC の Oxy-Hb 量は安静時ベースライン量よりも増加した、③聴覚的リズムや自発的リズムのリズムの違いに関係なく、リズムと動作の同調機能は Right-PFC が担う可能性が高い、ことを示した。

まず、1 Hz から 6 Hz での聴覚的リズムと動作の同調における PFC での神経応答について検討する。本研究結果では、1 Hz から 6 Hz までの聴覚的リズムとタッピング動作を同調させた際の Right-PFC での Oxy-Hb 量は安静時ベースライン量よりも有意に増加した。この安静時ベースライン量からの Oxy-Hb 量の増加はその領域の神経活動が活性化したことを間接的に示す。Right-PFC の神経活動はすべての聴覚的リズムにおいて Left-PFC の神経活動よりも有意に活性化した。Right-PFC での神経活動の活性は、聴覚的リズムと動作とを同調させるための反応であり、Right-PFC がリズム動作同調機能を有していることが強く考えられる。先行研究^{27) 28)}でも、Right-PFC が聴覚刺激と運動同期において中心的な役割を果たすことを示唆していることから Right-PFC は聴覚リズムと動作を同調させる機能を有することが強く示唆される。さらに、本研究は、先行研究²⁸⁾によって指摘されているように、Right-PFC にはタイミングタスクにとって重要な神経回路が含まれるという可能性を強化する。

Kuboyama らは、人が発現できる最大の指タッピング動作が 6 Hz 程度であることを指摘している²⁹⁾。この研究は指タッピング動作中に運動野での Oxy-Hb 増加量を測定し、最大速度での指タッピング中に有意な増加を示している。最大速度でのタッピング時の Oxy-Hb 量の増加理由として、サイズの原理に基づいて多くの筋線維が動員されたためとしている。運動野は脳内で形成された運動指令を最終的に筋群に伝達する領域である。また、運動野領域では四肢などの各筋群にその信号を伝達する神経の配置が比較的明瞭に示されている。そのため、Kuboyama ら²⁹⁾が指摘するように最大速度での指タッピング動作中の著しい Oxy-Hb 増加量は筋の動員様式を反映していると考えられる。つまり、運動野ではその運動に必要な筋の動員が増加すればするほど神経活動が活性化する。本研究の 1 Hz ~ 6 Hz の指タッピング動作中の Left-PFC の Oxy-Hb 増加量は安静時ベースライン量と同量で、Right-PFC の Oxy-Hb 増加量は安静時ベースライン量よりも増大した。しかし、それぞれの Oxy-Hb 増加量はリズムの速度に関係なく一定であった。このような運動野と PFC での Oxy-Hb 増加量の変化の違いは測定領域の機能の違いによって説明が可能である。PFC は運動野とは異なり直接的に運動指令を筋に伝達する機能はなく、求められる動作を正確に遂行するためのプログラム作成に主として関与する。そのため、PFC での神経活動は、運動野での神経活動のように動員される筋群数が増加すると神経活動が活性化するのではなく、その機能を有するのかもしれないのかによって神経活動の活性化が出現する。つまり、Right-PFC はリズム動作同調機能を有しているために神経活動が活性化し、Left-PFC はその同調機能を有していないために神経活動が活性化しなかったと考えられる。

本研究では、すべてのリズムにおいて、Left-PFC での Oxy-Hb 量は安静時ベースライン量からの増加を示さなかった。先行研究¹⁵⁾では、聴覚刺激と運動とを同期させたタスクの

実行において Right-PFC の神経活性を指摘すると共に、Left-PFC の神経活性を報告している。Left-PFC の機能として正確なタスク継続のためのトップダウン制御において重要な役割を果たすことを示唆している。確かに、聴覚的リズムと動作の同調させたリズム動作を発現するには、発揮される動作が複雑であればあるほど聴覚的リズムに合うように正確なタスクを継続するための機能が同時に出現する必要がある。しかし、本研究において Left-PFC での神経活動の活性が認められない。その理由として、本研究で採用している指タッピング動作が非常にシンプルな運動様式であることが挙げられる。先行研究¹⁵⁾では、研究にピアノ演奏など複雑な動作とリズムを採用している。そのことから動作中に Left-PFC の神経活動が増大したと考えられる。また、速いリズムと遅いリズムが混在したリズムとの動作同調であれば、さらに正確にタスクを実行することが高度になるため、Left-PFC の神経活動が顕著に活性化する必要がある。

これまでの先行研究では、自発的リズムと動作の同調における Left-PFC 及び Right-PFC の機能については明確になっていない。先行研究では、最初に定期的な聴覚的リズムと人差し指でのタッピングを受動的に同期させ、その後記憶した聴覚的リズムと同じリズムでタップし続けさせた。その結果、両側の PFC の活性が観察された^{28) 31)}。しかし、これらの研究は聴覚的リズムによる動作を習得させた後に行った実験であるため、被験者は記憶したリズムを呼び起こしながら注意深く正確な運動を行う必要があったと考えられる。そのため、正確な運動制御に関与する Left-PFC の神経活動も同時に活性化した可能性は否定できない。

本研究では、既に個人に備わっている自発的リズムと動作を同期させ検討した。自発的リズムでの Right-PFC での Oxy-Hb 量は安静時ベースライン量よりも増大した。Right-PFC での Oxy-Hb 増加量は、聴覚的リズムと同様に、Left-PFC の増加よりも有意に増大した。また、自発的リズムでの Right-PFC の Oxy-Hb 増加量は、聴覚的リズムと同調させた 1 ～ 6 Hz リズムでの Oxy-Hb 増加量との間に有意な差は認められなかった。つまり、聴覚的リズムでの動作同調時と同様に神経活動が活性化した。そのため、Right-PFC は自発的リズムと動作との同調機能も有している可能性が高く、自発的リズムと動作の同調においても重要な役割を果たすと考えられる。

機能的な神経イメージングデータは、感覚と運動の同調の根底にある神経プロセスは、基底核、小脳、および聴覚を含む新皮質領域を含む広く分布したニューラルネットワークに依存していることを示唆している^{8) 9) 10)}。しかし、本研究では Left-PFC 及び Right-PFC のみを検討領域としたため、その他の領域とのニューラルネットワークについては明らかになっていない。今後、この点については明らかにする必要がある。

本研究は、Right-PFC は聴覚的リズムと動作との同調のみならず自発的リズムと動作との同調機能も有する可能性を示した。

6. 結論

Right-PFC は聴覚リズムや自発的リズムのリズムの違いは関係なく、リズムと動作との同調についての機能を有している可能性が高い。

注

- 1) Zatorre RJ, Chen JL, Penhune VB. 2007. When the brain plays music: Auditory-motor interactions in music perception and production. *Nat Rev Neurosci.* 8:547-558.
- 2) Fitch WT. 2009. Biology of music: another one bites the dust. *Curr Biol.* 19:R403-4.
- 3) Drake C, Jones M, Baruch C. 2000. The development of rhythmic attending in auditory sequences: attunement, reference period, focal attending. *Cognition.* 77:251-288.
- 4) Repp BH, Penel A. 2004. Rhythmic movement is attracted more strongly to auditory than to visual rhythms. *Psychol Res.* 68:252-270.
- 5) Schachner A, Brady TF, Pepperberg IM, Hauser MD. 2009. Spontaneous motor entrainment to music in multiple vocal mimicking species. *Curr Biol.* 19:831-836.
- 6) Patel AD, Iversen JR, Bregman MR, Schulz I. 2009. Experimental evidence for synchronization to a musical beat in a nonhuman animal. *Curr Biol.* 19:827-830.
- 7) Repp BH. 2005. Sensorimotor synchronization: a review of the tapping literature. *Psychon Bull Rev.* 12:969-992.
- 8) Thaut MH. 2003. Neural basis of rhythmic timing networks in the human brain. *Ann NY Acad Sci.* 999:364-373.
- 9) Grahn JA, Brett M. 2007. Rhythm and beat perception in motor areas of the brain. *J Cogn Neurosci.* 19:893-906.
- 10) Schwartze M, Keller PE, Patel AD, Kotz SA. 2011. The impact of basal ganglia lesions on sensorimotor synchronization, spontaneous motor tempo, and the detection of tempo changes. *Behav Brain Res.* 216:685-691.
- 11) Zentner M, Eerola T. 2010. Rhythmic engagement with music in infancy. *Proc Natl Acad Sci USA.* 107:5768-5773.
- 12) Diamond A, Goldman-Rakic PS. 1989. Comparison of human infants and rhesus monkeys on Piaget's AB task: evidence for dependence on dorsolateral prefrontal cortex. *Exp Brain Res.* 74(1):24-40.
- 13) Vendrell P, Junque C, Pujol J, Jurado MA, Molet J, Grafman J. 1995. The role of prefrontal regions in the Stroop task. *Neuropsychologia.* 33(3):341-352.
- 14) Duncan J, Emslie H, Williams P, Johnson R, Freer C. 1996. Intelligence and the frontal lobe: the organization of goal-directed behavior. *Cogn Psychol.* 30(3):257-303.
- 15) Witt ST, Laird AR, Meyerand ME. 2008. Functional neuroimaging correlates of finger-tapping task variations: an ALE meta-analysis. *Neuroimage.* 42(1):343-356.
- 16) Stevens MC, Kiehl KA, Pearlson G, Calhoun VD. 2007. Functional neural circuits for mental timekeeping. *Hum Brain Mapp.* 28(5):394-408.
- 17) Jantzen KJ, Oullier O, Marshall M, Steinberg FL, Kelso JA. 2007. A parametric fMRI investigation of context effects in sensorimotor timing and coordination. *Neuropsychologia.* 45(4):673-684.
- 18) Miller EK, Cohen JD. 2001. An integrative theory of prefrontal cortex function. *Annu Rev Neurosci.* 24:167-202.
- 19) Chance, B, Zhuang, Z, UnAh, C, Alter, C and Lipton, L. 1993. Cognition-activated low-frequency modulation of light absorption in human brain. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 90(8): 3770-3774.
- 20) Hoshi, Y and Tamura, M. 1993. Detection of dynamic changes in cerebral oxygenation coupled to neuronal function during mental work in man. *Neurosci Lett.* 150(1): 5-8.
- 21) Villringer, A and Chance, B. 1997. Non-invasive optical spectroscopy and imaging of human brain function. *Trends Neurosci.* 20(10): 435-442.
- 22) Obrig, H and Villringer, A. 2003. Beyond the visible-imaging the human brain with light. *J. Cereb Blood Flow Metab.* 23(1): 1-18.
- 23) Colier, WN, Quaresima, V, Oeseburg, B and Ferrari, M. 1999. Human motor-cortex oxygenation changes induced by cyclic coupled movements of hand and foot. *Exp Brain Res.* 129(3): 457-461.
- 24) Elwell, CE, Cope, M, Edwards, AD, Wyatt, JS, Delpy, DT and Reynolds, EO. 1994. Quantification of adult cerebral hemodynamics by near-infrared spectroscopy. *J. Appl Physiol.* 77(6): 2753-2760.
- 25) American Electroencephalographic Society. 1994. Guideline thirteen: guidelines for standard electrode position nomenclature. *J. Clin Neurophysiol.* 11: 111-113.
- 26) Large EW, Fink P, Kelso JA. 2002. Tracking simple and complex sequences. *Psychol Res.* 66:3-17
- 27) Chen JL, Penhune VB, Zatorre RJ. 2008. Moving on time: brain network for auditory-motor synchronization is modulated by rhythm complexity and musical training. *J Cogn Neurosci.* 20:226-239.
- 28) Lewis PA, Wing AM, Pope PA, Praamstra P, Miall RC. 2004. Brain activity correlates differentially

- with increasing temporal complexity of rhythms during initialisation, synchronisation, and continuation phases of paced finger tapping. *Neuropsychologia*. 42:1301-1312.
- 29) Kuboyama, N. Nabetani, T. Shibuya, K. Machida, K. Ogaki, T. 2005. Relationship between cerebral activity and movement frequency of maximal finger tapping. *J Physiol Anthropol Appl Human Sci*. 24 (3):201-208.
- 30) Oldfield RC. 1971. The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*. 9:97-113.
- 31) Jantzen KJ, Steinberg FL, Kelso JA. 2004. Brain networks underlying human timing behavior are influenced by prior context. *Proc Natl Acad Sci USA*. 101:6815-6820.